69. Dietmar Zinkler:

Vergleichende Untersuchungen zum Wirkungsspektrum der Carbohydrasen von Collembolen (Apterygota)

(Mit 3 Abbildungen)

Obgleich bodenbewohnende Collembolen auf Grund ihres großen Individuenreichtums schon mehrfach im Mittelpunkt eingehender Untersuchungen zur Nahrungswahl standen (Strebel 1932; Schaller 1950; Knight u. Angel 1967), ist über Verdauungsfermente dieser vornehmlich streu- und detritusfressenden Arthropodenklasse bisher nichts bekannt geworden. Da aber gerade tierische Verdauungsenzyme ganz allgemein Rückschlüsse auf Nahrungsgewohnheiten zulassen, erscheint eine Charakterisierung der Carbohydrasen ökologisch repräsentativer Collembolenarten gerechtfertigt.

Die Auswahl von acht bislang untersuchten arthropleonen Arten erfolgte im Hinblick auf eine deutliche Gliederung in Lebensformtypen: Oberflächenbewohnern wurden Tiefenformen gegenübergestellt. Da das Darmsystem der Collembolen auf Grund ihrer geringen Körpergröße und hinfälligen Organstruktur präparatorisch für Serienuntersuchungen nicht zugänglich ist, fanden Homogenate ganzer Individuen Verwendung. Hauptverantwortlich für die Sezernierung kohlenhydratspaltender Fermente ist vermutlich der ohne besondere Differenzierungen wie Anhangsdrüsen, Symbiontenkrypten oder Filterkammern ausgebildete Mitteldarm. Die Bedeutung im Kopf gelegener Speicheldrüsen als Bildungsort von Carbohydrasen dürfte vergleichsweise gering sein.

Mit einer empfindlichen Mikromethode (Hansen 1966; Wenzl 1966) wurde die Spaltungsaktivität der Homogenate (2—5 mg Tiermaterial in 200 μl 0,6%iger NaCl-Lösung) gegenüber verschiedenen Kohlenhydraten qualitativ und quantitativ verfolgt. Die Inkubationszeit betrug 30 min bei 25 °C (in Ausnahmefällen 90 min). Die entstandene Glucose (0,7—7 μg) wurde im enzymatischen Test mit Glucoseoxydase, Peroxydase und o-Dianisidinhydrochlorid als Chromogen photometrisch bestimmt.

Als erster Schritt einer vergleichend quantitativen Aktivitätsprüfung erfolgte die Ermittlung der pH-Abhängigkeit der Spaltung einiger in der Natur weit verbreiteter

Disaccharide. Die bislang vorliegenden pH-Kurven zeigen für alle untersuchten Collembolenarten einen ähnlichen Verlauf. Gleichsam stellvertretend seien die Verhältnisse an dem Oberflächenbewohner *Tomocerus flavescens* dargelegt (Abb. 1).

Das Optimum der Spaltung für Saccharose liegt bei pH 5,6, für Trehalose bei pH 6,0, für Maltose bei pH 7,0. Dieser Befund erscheint sinnvoll, da Toth (1942) für den Darminhalt des Riesencollembolen *Tetrodontophora bielanensis* eine schwach saure Reaktion ermittelte. Vor allem die Gipfel der Saccharase- und Trehalaseaktivi-

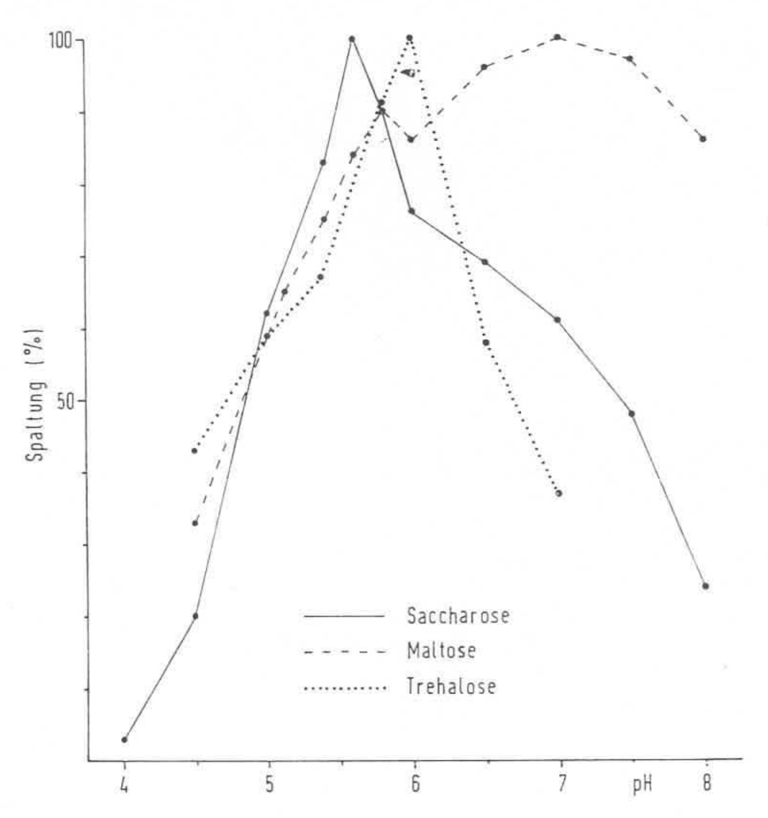


Abb. 1. pH-Abhängigkeit der Spaltung von Saccharose (n = 5), Maltose (n = 4) und Trehalose (n = 4) bei *Tomocerus flavescens*.

tät sind gut ausgeprägt. Bemerkenswert erscheint die Tatsache, daß der Verlauf der pH-Abhängigkeit der Spaltung von Saccharose und Maltose eine gegenseitige Beeinflussung erkennen läßt. Nur bei *Onychiurus armatus* sind die Verhältnisse zweifellos komplizierter. Saccharose- und Trehalosespaltung zeigen nahezu gleichliegende Maxima wie alle anderen Arten. Gibt man dagegen Maltose als Substrat, so erhält man den Gipfel nicht beim erwarteten pH 7,0, sondern bei pH 6,0. Auf Grund der geringen absoluten Aktivität liegt der Verdacht nahe, daß die Maltosespaltung noch durch andere Fermente erfolgen könnte.

Im Gegensatz zu den α-Glukosiden wird das β-Glukosid Cellobiose nicht von allen Collembolenarten gespalten. Nur für *Onychiurus armatus* und *Folsomia quadrioculata* läßt sich der Nachweis einer β-Glukosidase in Form einer „Cellobiase" führen. Übereinstimmend liegen die gut ausgeprägten Gipfel der Spaltung bei pH 6,0 (Abb. 2). In Langzeitversuchen spaltet *Folsomia quadrioculata* sogar das weit höherpolymere β-Glukosid Carboxymethylcellulose.

Ausgehend von den ermittelten pH-Kurven läßt sich die absolute Größe der Spaltung im pH-Optimum in μMol gespaltenem Substrat/g Frischgewicht vergleichend darstellen. Für drei repräsentative Arten zeigt ein Blockdiagramm (Abb. 3) ein recht differenziertes Bild: Alle drei Arten vermögen besonders gut die α-Glukoside Saccharose, Maltose und Trehalose in Monosaccharide zu überführen. *Tomocerus flavescens* und *Folsomia quadrioculata* spalten bevorzugt Maltose, *Onychiurus armatus* dagegen Saccharose. Beim Vergleich der absoluten Spaltungsmengen fällt besonders

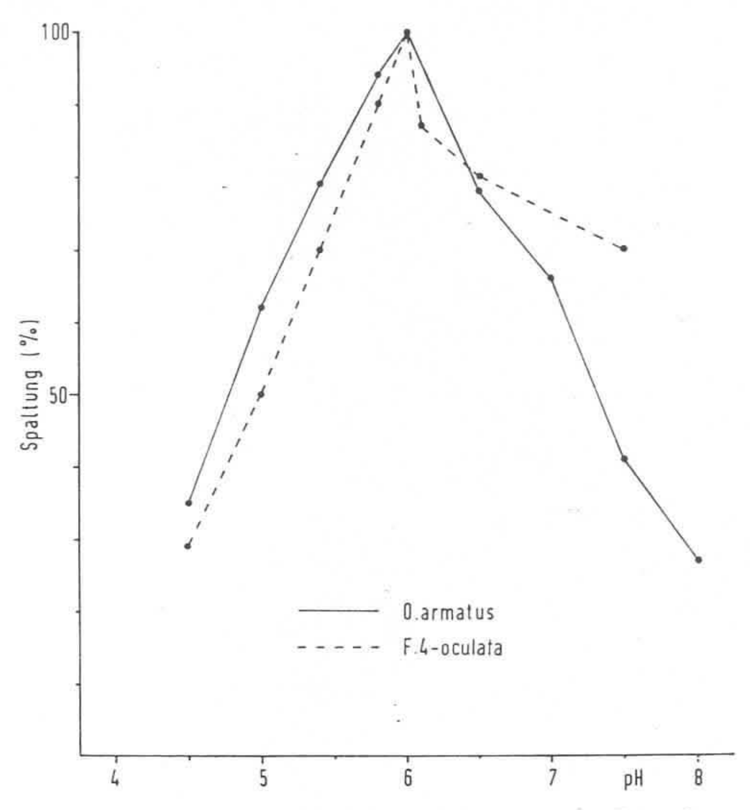


Abb. 2. pH-Abhängigkeit der Cellobiosespaltung bei *Onychiurus armatus* und *Folsomia quadrioculata* (n = 5).

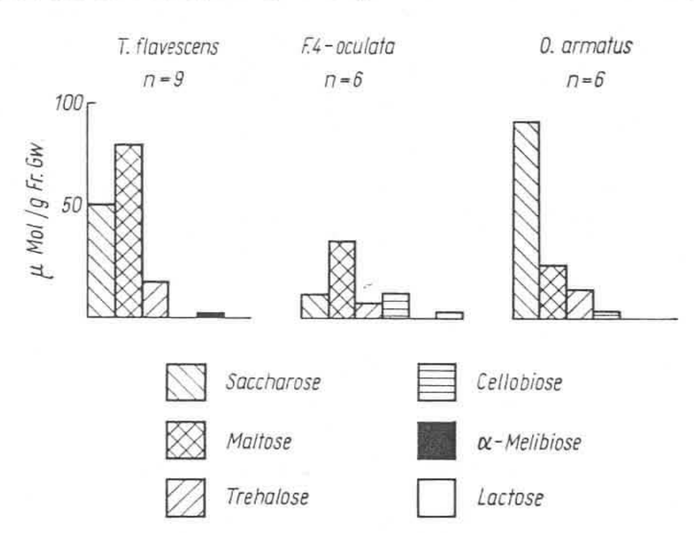


Abb. 3. Vergleich der absoluten Spaltungsaktivität von Homogenaten ökologisch repräsentativer Collembolenarten gegenüber verschiedenen Substraten.

die hohe Maltaseaktivität von *Tomocerus flavescens* auf. Gegenüber *Onychiurus armatus* ergeben sich Aktivitätsunterschiede von ungefähr 3 : 1. Da auch α-Amylase-Bestimmungen nach der Methodik von SMITH und ROE (1949) das gleiche Ergebnis erbrachten, scheinen die Aktivitäten von Amylase und Maltase sinnvoll aufeinander abgestimmt zu sein.

Der interspezifische Vergleich ergab für α-Glukosidasen bislang lediglich quantitative Unterschiede. Dagegen sind die Verhältnisse bei β-Glukosidasen sowie α- und β-Galaktosidasen auch qualitativ weit differenzierter.

Nur für *Tomocerus flavescens* läßt sich auf Grund einer schwachen α-Melibiosespaltung eine α-Galaktosidase nachweisen. Dagegen zeigt ausschließlich *Folsomia quadrioculata* deutliche Lactosespaltung. Obgleich ein natürliches Vorkommen geeigneten Substrates nicht ohne weiteres vorstellbar ist, wurde über β-Galaktosidasen bodenbewohnender Evertebraten wiederholt berichtet (ALLMANN u. DUSPIVA 1966).

Das Vorkommen einer β-Glukosidase bei bestimmten Collembolenarten ist von besonderem ökologischen Interesse, wird doch die natürliche Funktion dieser Carbohydrase zumeist mit dem letzten Schritt des Celluloseabbaus in Zusammenhang gebracht. Nun ist an sich das Auftreten von Cellobiosespaltung bei Bodentieren nicht überraschend (Zusammenfassung bei NIELSEN 1962). Bemerkenswert erscheint vielmehr ihre Verteilung innerhalb eines Artenspektrums ökologisch repräsentativer Collembolen: im Gegensatz zu Oberflächenformen wie *Tomocerus flavescens, Orchesella flavescens* und *Lepidocyrtus lanuginosus* (Nahrungskomponenten: Laubbestandteile, Pilzhyphen, Pilzsporen) zeigen ausschließlich tiefenbewohnende Detritusfresser wie *Folsomia quadrioculata* und *Onychiurus armatus* ausgeprägte Cellobiaseaktivität. Die Hydrolyse von Cellobiose steht bei *Folsomia quadrioculata* mit 31% sogar an zweiter Stelle hinter Maltose. Eine Beziehung zwischen Ernährungsweise und Enzymgarnitur erscheint gegeben.

Tabelle 1. Carbohydrasenaktivität ökologisch repräsentativer Collembolenarten

Substrate	T. flavescens	F. 4-oculata	O. armatus
α-Glucoside			
Saccharose	+ +	+	+ + +
Maltose	+ + +	+ + +	+ +
Trehalose	+	+	+ +
Glykogen	+ +	+ +	+ +
Stärke	+ + +	+ +	+ +
β-Glucoside			
Cellobiose	—	+ +	+
CMC	—	+	—
α-Galaktosid			
Melibiose	+	—	—
β-Galaktosid			
Lactose	—	+	—

Die vorliegenden Ergebnisse (Tab. 1) zeigen, daß alle Homogenate ökologisch repräsentativer Collembolenarten einen durch quantitative Unterschiede gekennzeichneten Carbohydrasensatz zur Hydrolyse der wichtigsten pflanzlichen α-Glukoside enthalten. Die Verteilung der Cellobiosespaltung ist geeignet, auch qualitative Bezie-

hungen zwischen Ernährungsweise und Enzymgarnitur zu vermuten. Eine Ausweitung der Untersuchungen hinsichtlich des Abbaus pflanzlicher Zellwandbestandteile wird angestrebt.

Diskussion

R. Keller: Haben Sie die Möglichkeit, zu unterscheiden, in welchem Umfang die von Ihnen mitgeteilten Enzymaktivitäten tiereigen bzw. bakterisch sind? Insbesondere im Falle der Cellobiose wäre das interessant.

Schrifttum

Allmann, K., und F. Duspiva: Unterschiede in der Carbohydrasenausrüstung der Entwicklungsstadien von *Melolontha melolontha* L. Experientia **22** (1966) 231—232.

Hansen, K.: Zur cytologischen Lokalisation der Trehalase in der indirekten Flugmuskulatur der Insecten. Biochem. Zeitschrift **344** (1966) 15—25.

Knight, C. B., and R. A. Angel: A preliminary study of the dietary requirements of *Tomocerus* (Coll.). Amer. Midland Natural. **77** (1967) 510—517.

Nielsen, C. O.: Carbohydrases in soil and litter invertebrates. Oikos **13** (1962) 200—215.

Schaller, F.: Biologische Beobachtungen an humusbildenden Bodentieren, insbesondere an Collembolen. Zool. Jb. (Syst.) **78** (1950) 506—525.

Smith, B. W., and J. H. Roe: A photometric method for the determination of α-amylase in blood and urine, with use of the starchiodine color. J. biol. Chem. **179** (1949) 53—59.

Strebel, O.: Beiträge zur Biologie, Ökologie und Physiologie einheimischer Collembolen. Z. Morphol. Ökol. Tiere **25** (1932) 31—153.

Toth, L.: Der Darmkanal der Collembolen. Magyar biol. Kutatóintézet Munk. **14** (1942) 397—440.

Wenzl, H.: Verdauung und Verwertung von Kohlenhydraten durch *Calliphora erythrocephala* Meig. Diss. Würzburg 1966.

Dr. D. Zinkler, Abt. für Biologie der Ruhr-Universität Bochum, Lehrstuhl für Tierphysiologie, 8700 Würzburg, Röntgenring 10